ZAKŁAD ZOOLOGII SYSTEMATYCZNEJ
POLSKIEJ AKADEMII NAUK

ACTA ZOOLOGICA
CRACOVIENSIA

Tom XII | Kraków, 30. XI. 1967 | Nr 12

Zdzisław MADEJ

Zmienność kumaka nizinnego (*Bombina bombina* LINNAEUS, 1761) na Pojezierzu Suwalskim

[Str. 349—368, tabl. XXIII i 4 ryc.]

Variability in Fire Beillied Toad *Bombina bombina* (LINNAEUS, 1761) of Suwałki Lakeland

Изменчивость краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* (LINNAEUS, 1761) в Сувальском Приозёрьи

Treść. Przy pomocy metod statystycznych dokonano analizy odchyleń od klasycznych cech diagnostycznych kumaka nizinnego (*Bombina bombina* [LINNAEUS]). Dokonano analizy zmienności ubarwienia jąder u samców oraz obliczono wskaźnik biometryczny T : L, porównując te dane z danymi okazów pochodzących ze strefy nakrywania się zasięgów kumaka nizinnego i kumaka górskiego (*Bombina variegata* [LINNAEUS]) w Polsce południowej.

WSTĘP

Kumaki europejskie (*Bombina* OKEN, 1816) mają charakterystyczne strefowe rozmieszczenie. Wyróżnia się trzy strefy: górską, zamieszkałą przez kumaka górskiego (*Bombina variegata* [LINNAEUS)], nizinną, zamieszkałą przez kumaka nizinnego (*Bombina bombina* [LINNAEUS)], oraz strefę przejściową, w której nakrywają się zasięgi obydwu gatunków.

W strefie przejściowej, o nakrywających się zasięgach obydwu gatunków, zwraca na siebie uwagę szczególnie duża zmienność kumaków. Osobliwość tej zmienności polega na tym, że część osobników każdego gatunku odznacza się większą lub mniejszą domieszką cech drugiego gatunku. Sporadycznie zaś spotyka się osobniki o równorzędnych cechach obu gatunków. Zmienność ta trafnie została nazwana przez STUGRENA i POPOWICZA (1961) zmiennością interklinalną, co oznacza, że nietypowi przedstawiciele jednego i drugiego ga-

tunku są do siebie podobni. Tego rodzaju zmienność utrudniała niejednokrotnie określenie przynależności gatunkowej kumaków tej strefy. Skłaniało to różnych autorów, zajmujących się geograficznym rozmieszczeniem kumaków, do przeprowadzania wnikliwej analizy zewnętrznych cech gatunkowych obu gatunków, w rezultacie czego powstało kilka systemów klasyfikacyjnych (Michałowski 1958, Stugren 1959, Lác 1961, Madej 1964a). Dalszym następstwem było wysuwanie hipotez odnośnie do przyczyn tej zmienności.

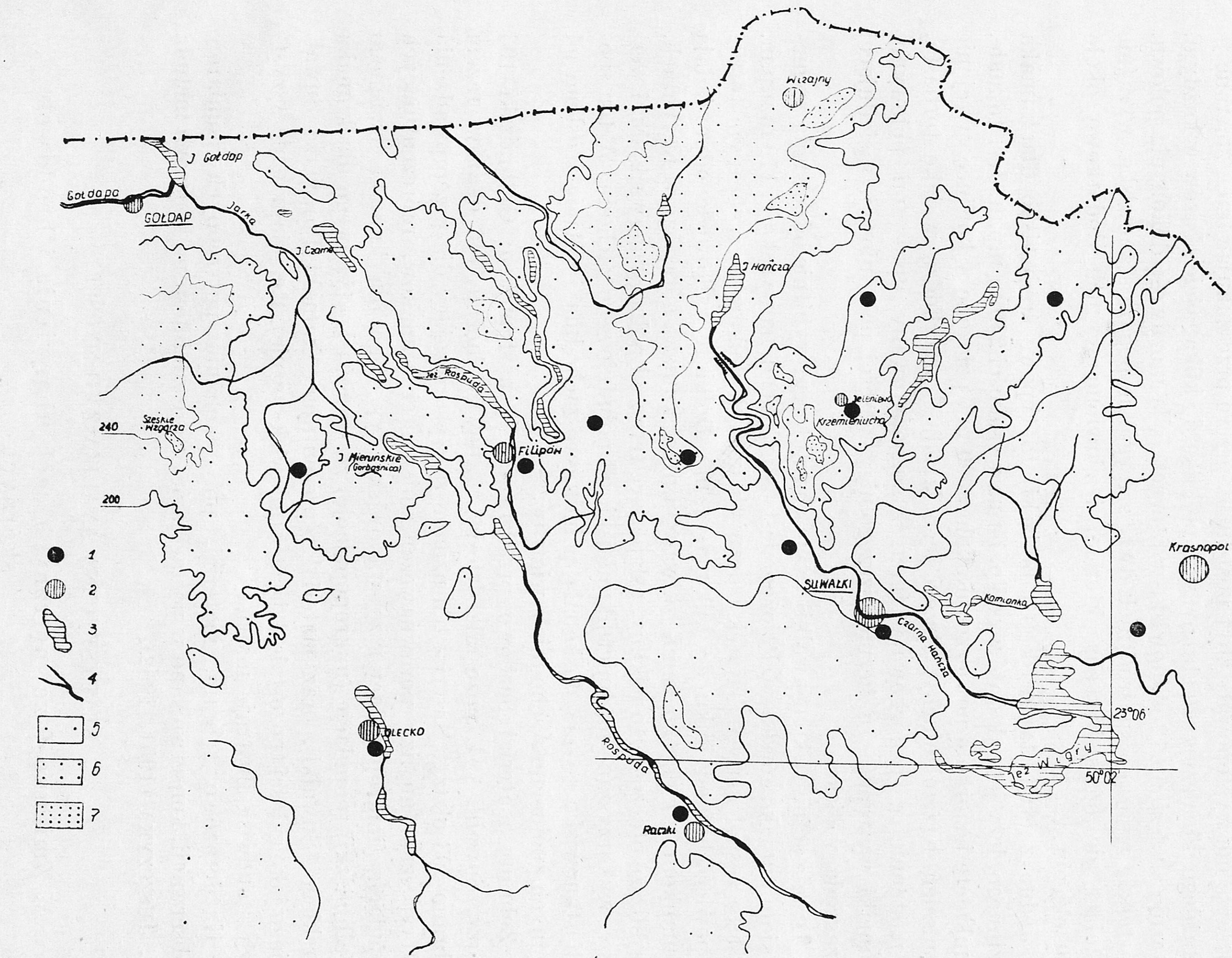
Jedna z nich, którą przyjęła większość autorów, traktuje tą zmienność jako rezultat krzyżówek międzygatunkowych. Hipoteza ta opiera się na trzech bardzo sugestywnych faktach, a mianowicie, że zmienność ta polega na domieszce cech drugiego gatunku, że występuje w strefie nakrywania się zasięgów obydwu gatunków, oraz że obydwa gatunki w warunkach hodowli krzyżują się z sobą (Heron-Royer 1891, Michałowski 1958).

Druga hipoteza, wysunięta przez Stugrena i Popowicza (1961) — nie wykluczając krzyżówek międzygatunkowych jako zjawisk sporadycznych — przyjmuje, że zmienność ta jest rezultatem procesów mikroewolucyjnych, przystosowawczych, wynikających z zamieszkiwania obecnie obydwu gatunków w jednakowych warunkach środowiska. Autorzy ci uważają, że tak, jak kiedyś w plejstocenie, zgodnie z poglądem Mertensa (1928), nastąpiło zróżnicowanie się jednego gatunku na dwa pochodne, pod wpływem życia w różnych warunkach środowiska, tak obecnie następuje ich upodabnianie się, skutkiem życia w podobnych warunkach środowiska. Jednakże, zdaniem tych autorów, osobników wykazujących pomieszanie cech obu gatunków nie można uznać za osobny podgatunek, ze względu na rzadkość ich występowania, jak również ze względu na ekologiczną segregację populacji obu gatunków.

Na tle przedstawionej wyżej sytuacji nasuwało się pytanie, jak przedstawia się ta zmienność w warunkach całkowitej izolacji od drugiego gatunku, a więc z wykluczeniem możliwości hybrydyzacji. Znalezienie odpowiedzi na to pytanie w stosunku do kumaka nizinnego, było zasadniczym celem niniejszej pracy.

Pojezierze Suwalskie wybrano jako teren badań z różnych względów. Po pierwsze jest to obszar najbardziej oddalony w granicach Polski od areału kumaka górskiego i oddzielony obszerną Niziną Mazowiecką. Po drugie jest urozmaicony fizjograficznie; względne różnice poziomów wynoszą tu 200 m, a najwyższe wzniesienia sięgają 300 m n.p.m. Po trzecie jest to obszar przeważnie rolniczy, o glebach piaszczysto-gliniastych, słabo zalesiony, obfitujący w torfowiska, a co za tym idzie z możliwością znalezienia zbiorników wodnych (środowisk) typowych dla kumaka nizinnego i dla kumaka górskiego. Po czwarte jest to obszar o najchłodniejszym klimacie w granicach Polski — wiosna jest tu późna, a jesień wczesna; długość okresu wegetacji wynosi 180—190 dni (Kondracki 1965). Powyższe właściwości geograficzne uznano za wyjątkowo korzystne dla rozwiązania głównego problemu pracy.

* Za cenne wskazówki i pomoc finansową z funduszów PAN serdeczne podziękowanie składam Panu Prof. drowi Zygmuntowi Grodzińskiemu.



Ryc. 1. Stanowiska kumaków i rzeźba terenu: 1 — Stanowisko *Bombina bombina* (L.), 2 — miejscowość, 3 — jezioro, 4 — rzeka, 5 — wysokość 200—240 m n. p. m., 6 — wysokość 240—280 m n. p. m., 7 — wysokość 280—320 m n. p. m.

MATERIAŁ I METODA

Materiał zbierano w sezonie letnim 1965 r. Ponieważ kumaki na badanym obszarze nie występowały zbyt pospolicie, przeto przeszukując teren zbierano je z każdego odnalezionego stanowiska, po kilka do kilkanaście okazów w każdym. Łącznie znaleziono 12 stanowisk, w których była możliwość dokonania połowu. Następnie wybrano spośród nich dwa, szczególnie bogate stanowiska, wyraźnie różniące się od siebie charakterem, i złowiono w nich dodatkowo około 250 okazów.

Jedno z tych stanowisk (Gulbiniszki) to typowe środowisko dla kumaka nizinnego, leży jednak dość wysoko, bo na wysokości 230 m n.p.m. Jest to małe, zamknięte jeziorko o powierzchni około 8000 m^2, położone w kotlince, w rejonie wzniesień Krzemieniuchy. Brzegi jego łagodnie przechodzą w łąkę torfiastą, a następnie w pagórkowaty teren zagospodarowany uprawami polowymi. Kumaki występują tu licznie, szczególnie w części południowej, sąsiadującej z zagrodą wiejską.

Drugie stanowisko (Suwałki) swym charakterem wybitnie odpowiada wymaganiom kumaka górskiego. Położone jest jednak niżej, na wysokości 170 m n.p.m. Jest to zespół małych bajorek i licznych małych dołków po wybranym torfie, o powierzchni od kilku do kilkunastu m^2. Dołki te całkowicie odpowiadają gliniankom, tak chętnie zamieszkiwanym przez kumaka górskiego w Karpatach. Najbliższe otoczenie to wikliny, osłaniające teren od północnego wschodu, i wertepy, wykorzystane na śmietnik miejski, od południowego zachodu. W ten sposób stanowisko to ma doskonałą południowo-zachodnią insolację i osłonę od zimnych, północno-wschodnich wiatrów.

Zebrany materiał liczbowo przedstawia się następująco: Gulbiniszki 103 okazy, Suwałki 154, pozostałe dziesięć stanowisk łącznie 146 okazów, razem zebrano 403 okazy. Materiał ten uznano za wystarczający dla przeprowadzenia statystycznej analizy porównawczej zmienności kumaków, reprezentujących populację (mikropopulację) ze stanowiska typowego dla kumaka nizinnego (Gulbiniszki), populację (mikropopulację) ze stanowiska typowego dla kumaka górskiego (Suwałki), oraz materiał reprezentujący kumaki Pojezierza Suwalskiego jako całości (pozostałe dziesięć stanowisk łącznie). Rozmieszczenie wszystkich stanowisk ilustruje mapa.

Każdorazowo zebrany materiał, po dokonaniu potrzebnych pomiarów i obserwacji, konserwowano w postaci skór, które zdejmowano i suszono metodą W. Juszczyka (1951, 1952).

STATYSTYCZNA ANALIZA ZMIENNOŚCI

A. Zmienność zewnętrznych cech ubarwienia i brodawek skórnych

W celu przeprowadzenia analizy zewnętrznych cech gatunkowych kumaka nizinnego sporządzono ich listę, a następnie dokonano przeglądu całego materiału, notując wszelkie istotne odchylenia od klasycznej postaci tych cech.

Tabela I

Tabela zmienności zewnętrznych cech gatunkowych kumaka nizinnego *Bombina bombina* (LINNEAUS)

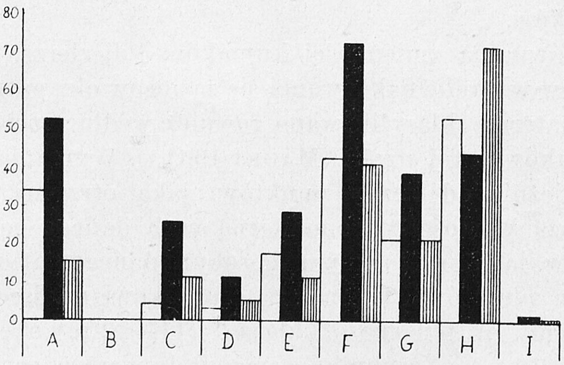
Cechy diagnostyczne	Odchylenia w wykształceniu poszczególnych cech oraz ich oznaczenia literowe	Wartość odchylenia w punktach
Plamy na brzusznej stronie ciała czerwono-pomarańczowe lub pomarańczowo-żółte	A — Plamy na brzusznej stronie ciała żółte	1 punkt
Na piersiach leżą dwie, izolowane plamy pomarańczowe	B — Brak istotnych odchyleń	
Na pograniczu brzucha i ud leżą dwie poprzeczne plamy pomarańczowe, ciągłe lub rozbite na kilka drobniejszych	C — Plamy na pograniczu brzucha i ud zlewają się z plamami brzucha: — jednostronnie — obustronnie	 1 punkt 2 punkty
	D — Plamy na pograniczu brzucha i ud zlewają się z plamami uda: — jednostronnie — obustronnie	 1 punkt 2 punkty
Pomarańczowe plamy zajmują mniej niż 50% powierzchni brzucha	E — Pomarańczowe lub żółte plamy brzucha zlewają się w większe pola i zajmują 50% powierzchni brzucha — zajmują więcej niż 50% powierzchni brzucha	1 punkt 2 punkty
Pomarańczowe plamy brzusznej strony uda drobne, nie zlewające się	F — Pomarańczowe lub żółte plamy brzusznej strony uda zlewają się w większe pola, ich liczba nie przekracza 2: — jednostronnie — obustronnie	 1 punkt 2 punkty
Na czarno-niebieskim tle spodu ciała występują białe plamki, a szczególnie liczne na boku ciała	G — Białe plamki występują nielicznie i tylko na bokach ciała — zupełny brak białych plamek	1 punkt 2 punkty
Na grzbiecie między łopatkami leżą dwie ciemne, łukowate plamy	H — Na grzbiecie między łopatkami brak jednej ciemnej łukowatej plamy — brak obu ciemnych łukowatych plam	1 punkt 2 punkty
Skóra grzbietu gładka, rzadko usiana płaskimi, zrogowaciałymi brodawkami	I — Skóra grzbietu szorstka, zrogowaciałe brodawki liczne, ostro zakończone	1 punkt

Tabela II

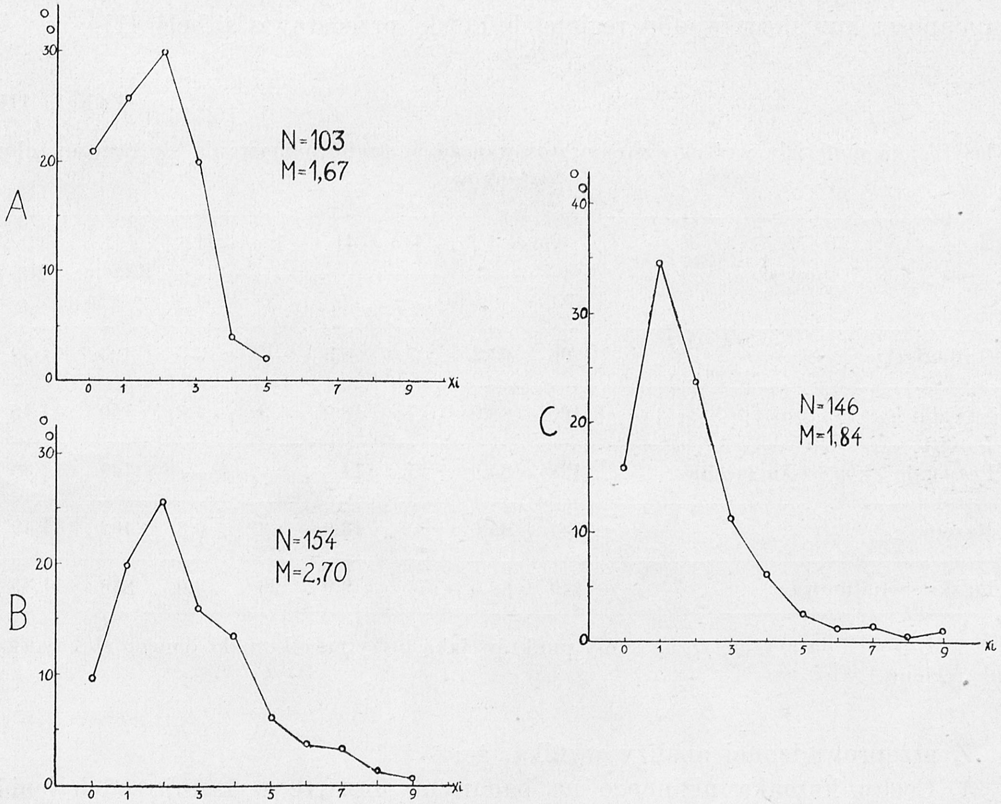
Liczbowe zestawienie zmienności

Stanowisko	Liczba osobników badanych			Liczba osobników bez odchyleń				Sumaryczna wartość poszczególnych odchyleń wyrażona w %								
	♂	♀	Razem	♂	♀	Razem	%	A	B	C	D	E	F	G	H	J
Gulbiniszki	50	53	103	9	11	20	19,4	33,9	—	4,8	2,9	17,5	42,7	21,3	53,4	0,0
Suwałki	64	90	154	5	9	14	9,1	52,0	—	26,0	11,7	28,5	72,7	38,9	44,1	1,9
Pozostałe stanowiska łącznie	80	66	146	15	9	24	16,4	15,0	—	10,9	5,4	21,2	41,0	21,2	71,9	0,6
Razem	194	209	403	29	29	58	14,1	33,9	—	15,1	7,1	23,0	53,6	28,6	56,1	0,9

Na tej podstawie sporządzono tabelę I. Wprowadzone w niej wyceny odchyleń w punktach (1—2) mają znaczenie wyłącznie praktyczne i służą jako wskaźniki porównawcze. W oparciu o tę tabelę dokonano oceny zmienności kumaków.



Ryc. 2. Zależność zmienności poszczególnych cech od środowiska; a — Gulbiniszki, b — Suwałki, c — pozostałe stanowiska łącznie



Ryc. 3. Rozkład wartości odchyleń u okazów z różnych środowisk; A — Gulbiniszki, B — Suwałki, C — pozostałe stanowiska łącznie, xi — wartość odchylenia w punktach, N — liczebność okazów badanych, M — średnia arytmetyczna wartości odchyleń

Wyniki tej oceny, opracowane statystycznie, przedstawia tabela II oraz ryc. 2 i 3. Tabela II i ryc. 2 przedstawiają zmienność poszczególnych cech w populacjach z różnych środowisk, natomiast ryc. 3 przedstawia stopień zmienności osobników tych populacji, czyli wartość odchyleń występujących u poszczególnych osobników.

Dla ścisłego porównania zmienności kumaków Pojezierza Suwalskiego ze zmiennością kumaków w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków w Polsce południowej, cały materiał sklasyfikowano również według metody stosowanej do klasyfikacji kumaków w tej strefie (Madej 1964a). Wyróżnia się tam cztery klasy kumaków, zależnie od liczby punktów, jaką otrzyma dany osobnik. Punktacja zaś wyraża wartość taksonomiczną cech danego gatunku. Maksymalna liczba punktów, jaką może otrzymać osobnik danego gatunku, wynosi 12, minimalna 7. Liczba punktów 6 wyznacza osobnikowi miejsce pośrednie pomiędzy obu gatunkami. W ten sposób klasa I (11—12 p.) obejmuje osobniki czyste, klasa II (9—10 p.) — osobniki o małej domieszce cech drugiego gatunku, klasa III (7—8 p.) — osobniki o znacznej domieszce cech drugiego gatunku, a klasa IV (6 p.) — formy pośrednie o równomiernie wymieszanych cechach obu gatunków. Wyniki klasyfikacji według tej metody i porównanie zmienności kumaków w obu regionach Polski przedstawia tabela III.

Tabela III

Klasyfikacja materiału według systemu stosowanego w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków

Stanowisko	klasa I		klasa II		klasa III		Razem	M*
	N	%	N	%	N	%		
Gulbiniszki	96	93,2	7	6,8	—	—	103	11,39
Suwałki	120	80,0	27	18,0	3	2,0	150	11,15
Pozostałe stanowiska łącznie	128	85,9	21	14,1	—	—	149	11,38
Razem	344	85,6	55	13,6	3	0,8	402	11,49
Polska południowa	749	88,0	74	9,0	26	3,0	849	11,35

* M — średnia arytmetyczna sumy punktów jaką otrzymały kumaki danego stanowiska lub regionu.

Z przeprowadzonej analizy wynika, że:

1. Cechy kumaka nizinnego na badanym obszarze wykazują odchylenia w kierunku cech kumaka górskiego (tabela I i tablica XXIII).

2. Jedyną cechą nie podlegającą istotnej zmienności są dwie izolowane plamy pomarańczowe lub żółte, leżące na piersiach między ramionami (tabela I).

3. Pozostałe cechy podlegają zmienności w różnym stopniu: odchylenia A, F, H występują najczęściej — C, D, E, G rzadziej — H tylko sporadycznie (Tabela II i ryc. 2).

4. Badane odchylenia występują we wszystkich populacjach, bez względu na rodzaj środowiska, jednakże częstotliwość ich występowania zależy wyraźnie od charakteru środowiska; odchylenia A, C, D, E, F, G, I częściej występują w populacji ze środowiska właściwego dla kumaka górskiego (Suwałki), niż w populacji ze środowiska właściwego dla kumaka nizinnego (Gulbiniszki). Brak takiej zależności jedynie w przypadku odchylenia H (Tabela II i ryc. 2).

5. Liczba osobników nie wykazujących istotnych odchyleń jest większa w środowisku typowym dla kumaka nizinnego (Gulbiniszki 19,4), niż w środowisku właściwym dla kumaka górskiego (Suwałki 9,1).

6. Liczba osobników wykazujących wysoki stopień zmienności, a więc posiadających wiele cech nieprawidłowo wykształconych, jest wyraźnie większa wśród przedstawicieli populacji ze środowiska właściwego dla kumaka górskiego (ryc. 3B), niż wśród przedstawicieli populacji ze środowiska właściwego dla kumaka nizinnego (ryc. 3A) a także wśród okazów reprezentujących cały region Pojezierza Suwalskiego (ryc. 3C).

7. Zmienność kumaka nizinnego na Pojezierzu Suwalskim ma podobny charakter do zmienności tego gatunku w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków kumaków w Polsce południowej. Osobniki o znacznej domieszce cech kumaka górskiego (*B.b.* kl. III) występują tu jednak wyłącznie w środowisku właściwym dla kumaka górskiego (Suwałki) (Tabela III).

B. Zmienność ubarwienia jąder u samców

Jedną z cech różniących od siebie obydwa gatunki kumaków jest ubarwienie jąder u samców. Samce kumaka nizinnego mają jądra czarne, kumaka górskiego zaś — bezbarwne. Cecha ta u obydwu gatunków podlega jednak zmienności; można tu wyróżnić sześć grup: A — oba jądra czarne, B — jedno czarne — jedno szare, C — jedno czarne — jedno bezbarwne, D — oba szare, E — jedno szare — jedno bezbarwne, F — oba bezbarwne.

Ponieważ cecha ta i jej zmienność została statystycznie opracowana u obydwu gatunków kumaków oraz u form pośrednich na materiale z Polski południowej i z północnych regionów Czechosłowacji (Madej 1964a), przeto zaistniała okazja do porównania jej u kumaków pochodzących z odległych i różnych klimatycznie regionów. Nie bez znaczenia jest również okoliczność, że na południu kumak nizinny był badany głównie w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków (Kotlina Raciborsko-Oświęcimska i Pogórze Śląskie), tu zaś mamy do czynienia z rdzennym arealem kumaka nizinnego.

Z załączonej tabelki (IV) wynika, że barwa jąder kumaków nizinnych z pojezierza wykazuje odchylenia od klasy „A" znacznie mniej liczne niż u kumaków ze strefy nakrywania się zasięgów obu gatunków (Tylko 18,6% u pierwszych — 43% u drugich).

C. Wartość wskaźnika biometrycznego T : L

Wartości wskaźnika T : L nie udało się przebadać porównawczo, zależnie od charakteru środowiska. Na przeszkodzie stał różny wiek okazów złowionych w obu porównywanych populacjach; okazy z Gulbiniszek były młode, ich L nie przekraczała z reguły 39 mm, zaś okazy złowione w Suwałkach prawie wszystkie były dorosłe, o L równej 40 mm i więcej. Ponieważ z badań wykonanych na materiale z południowych regionów Polski wiedziano, że wskaźnik ten zmienia się po okresie dojrzewania płciowego (Madej 1964a), dlatego zebrany materiał w obu stanowiskach uznano za nieporównywalny pod tym względem. Nic natomiast nie stało na przeszkodzie dokonaniu porównań geograficznych tego wskaźnika, to jest jego wartości u kumaków Pojezierza Suwalskiego i u kumaków Polski południowej, przy uwzględnieniu przedziałów według długości ciała L = 30—39 mm i L = 40 mm i więcej, oraz odrębnym traktowaniu każdej płci.

Tabela IV

Barwa jąder u samców kumaka nizinnego

Region geograficzny	Barwa / Liczba	A	B	C	D	E	F
Pojezierze Suwalskie	194	81,4%	8,2%	7,3%	2,1%	0,5%	0,5%
Kotlina Raciborsko-Oświęcimska i Pogórze Śląskie *	135	57,0%	7,5%	15,6%	6,5%	3,3%	10,1%

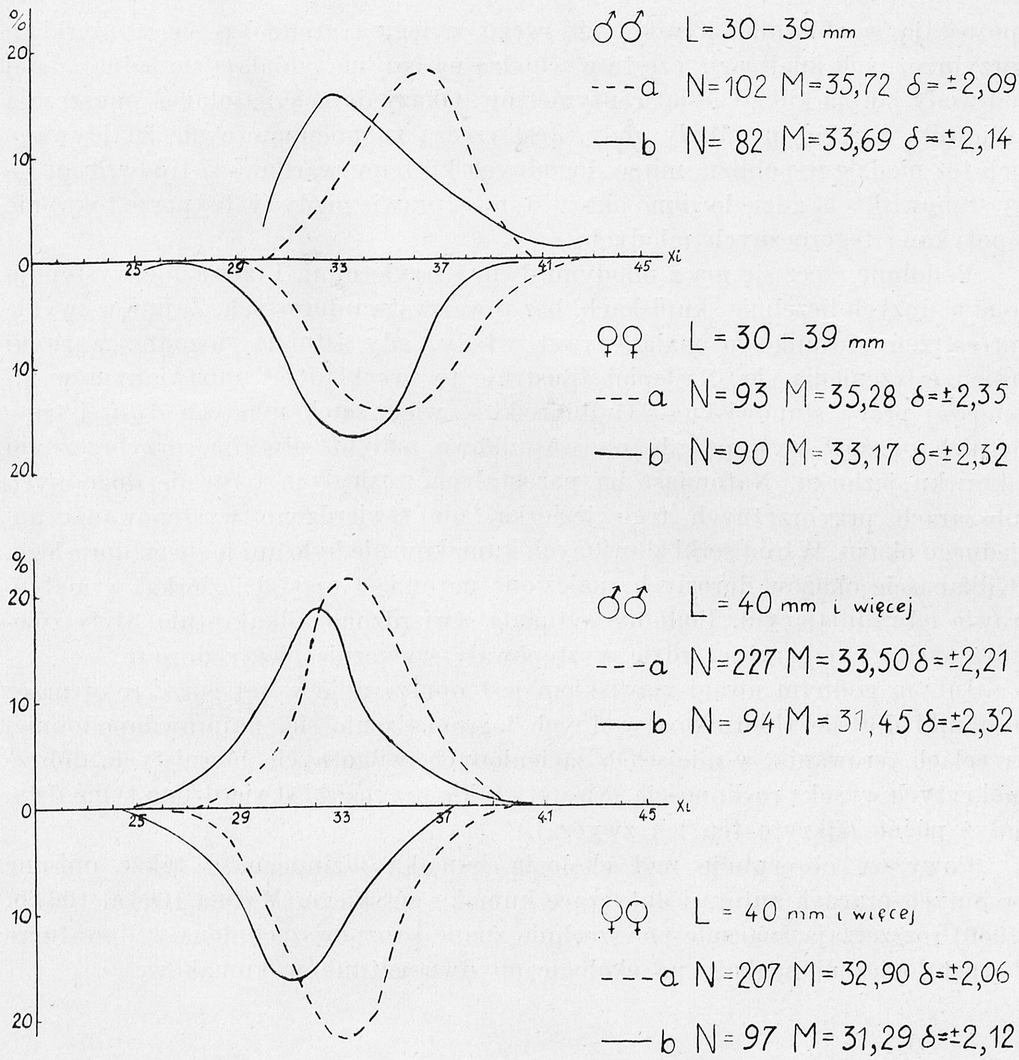
Objaśnienia oznaczeń: A — oba jądra czarne, B — jedno czarne, jedno szare, C — jedno czarne, jedno bezbarwne, D — oba jądra szare, E — jedno szare, jedno bezbarwne, F — oba jądra bezbarwne.

* Z Polski południowej wzięto pod uwagę tylko formy typowe (kl. I).

Dla ścisłości porównań zastosowano taką samą metodę dokonywania pomiarów i opracowywania wyników, jaka była stosowana dla materiału z Polski południowej. Pomiary zostały wykonane w milimetrach na materiale świeżym, według punktów pomiarowych oznaczonych przez Terentiewa i Czernowa (1949). Wskaźniki obliczono w odsetkach długości ciała. Rezultaty przedstawiono w postaci krzywych (ryc. 4), gdzie dla porównania naniesiono również analogiczne krzywe, dotyczące kumaka nizinnego z Polski południowej.

Z porównań tych wynika, że:

1. Kumaki Pojezierza Suwalskiego mają goleń wyraźnie krótszą w stosunku do długości ciała, niż kumaki z Polski południowej. Dotyczy to zarówno osobników młodych (L 30—39 mm), jak i dorosłych (L 40 mm i więcej).



Ryc. 4. Wyrównana krzywa rozkładu wskaźnika T : L obliczonego wg wzoru $\frac{T \times 100}{L}$; a — *Bombina bombina* z terenów Polski południowej, b — *Bombina bombina* z Polski północno-wschodniej (Pojezierze Suwalskie), N — liczebność, M — średnica arytmetyczna wartość wskaźnika, δ — odchylenie standartowe od średniej

2. Osobniki młode (L 30—39 mm) mają goleń dłuższą w stosunku do długości ciała niż osobniki dorosłe (L 40 mm i więcej).

3. Różnice płciowe zaznaczają się słabo; samice mają goleń tylko nieznacznie krótszą niż samce.

OBSERWACJE EKOLOGICZNE

W czasie prac terenowych zaobserwowano niektóre nowe zjawiska w zakresie ekologii kumaka nizinnego. Mianowicie w drugiej połowie lata (sierpień—wrzesień) następuje ekologiczna segregacja populacji; młode tegoroczne osobniki

pozostają w zbiornikach wodnych swego wylęgu i gromadzą się w płytkich, przybrzeżnych miejscach, często wychodzą na ląd, nie oddalają się jednak dalej od wody jak na kilkadziesiąt centymetrów. Okazy dorosłe natomiast opuszczają zbiornik, w którym odbyły gody. Jest rzeczą znamienną, że nie znajdywano ich też nigdzie w pobliżu, mimo dogodnych ku temu warunków. I odwrotnie — w stanowiskach, gdzie łowiono okazy starsze, prawie nigdy (w tej porze roku) nie spotykano tegorocznych młodych.

Podobnie rzecz się ma z młodymi dwu- i trzyletnimi. Przeważnie występują one w dużych liczebnie skupiskach, bez towarzystwa dorosłych. Zajmują zwykle przestrzeń stosunkowo małą, nawet wtedy, gdy istnieją dogodne warunki rozprzestrzenienia się. Najlepiej zilustruje to przykład: W omawianym w niniejszej pracy stanowisku — Gulbiniszki — wiele setek młodych dwu- i trzyletnich okazów występowało na stosunkowo małym, płytkim, przybrzeżnym skrawku jeziorka. Natomiast na pozostałych, rozległych i równie dogodnych obszarach przybrzeżnych tego jeziorka, nie stwierdzono występowania ani jednego okazu. Wśród setki złowionych kumaków nie było ani jednego dorosłego. Kilkanaście okazów dorosłych znaleziono natomiast opodal jeziorka, w małym rowie odwadniającym. Podobne sytuacje stwierdzono kilkakrotnie. Były również sytuacje odwrotne, gdzie występowały wyłącznie okazy dorosłe.

Innym godnym uwagi zjawiskiem jest opuszczanie w tej porze roku przez osobniki dorosłe zbiorników wodnych i gromadzenie się, najprawdopodobniej w celach żerowania, w miejscach zacienionych, wilgotnych, błotnistych, dobrze pokrytych wysoką roślinnością. Niestety takie przypadki stwierdzono tylko dwa, gdyż późno odkryto ten ich zwyczaj.

Powyższe obserwacje nad ekologią kumaka nizinnego, a także opisane w innych pracach autora i dotyczące kumaka górskiego (Madej 1964a, 1964b, 1966) rozszerzają znacznie powszechnie znane i rozpowszechnione w literaturze herpetologicznej poglądy na ekologię obydwu gatunków kumaków.

DYSKUSJA

Dokonana analiza zmienności kumaka nizinnego w warunkach całkowitej izolacji od drugiego gatunku wykazała, że zmienność znana ze strefy nakrywania się zasięgów obu gatunków kumaków, występuje również w rdzennym areale kumaka nizinnego. Poszczególne cechy podlegają tej zmienności w różnym stopniu i można je uszeregować, poczynając od najbardziej stałych — kończąc na najbardziej zmiennych, następująco: 1. Izolowane plamy barwne leżące na piersiach między ramionami. 2. Brodawki skórne pokrywające grzbietową stronę ciała. 3. Poprzeczne, izolowane plamy barwne, leżące na pograniczu brzucha i ud. 4. Stopień pokrycia barwnymi plamami powierzchni brzucha. 5. Białe plamki występujące na spodzie i na bokach ciała. 6. Barwa plam pokrywających brzuszną stronę ciała. 7. Rozkład barwnych plam występujących na brzusznej stronie uda. 8. Ciemne, łukowate plamy leżące na grzbiecie między łopatkami.

Rozpiętość stopnia zmienności jest duża; wartość odchyleń od klasycznej postaci tych cech wyrażona w procentach w pierwszym przypadku (izolowane plamy barwne na piersiach między ramionami) wynosi 0 (zero), w ostatnim (ciemne, łukowate plamy na grzbiecie między łopatkami) — 56,6. Pozostałe zajmują miejsca pośrednie, przy czym wartość odchyleń wzrasta stopniowo, bez większych skoków.

Inaczej przedstawia się zależność poszczególnych odchyleń od charakteru środowiska. Jeżeli pominiemy izolowane plamy barwne, leżące na piersiach między ramionami, które w ogóle nie podlegają istotnej zmienności, oraz brodawki skórne, które wykazują tylko minimalną zmienność, wówczas pozostałe cechy można będzie podzielić na trzy grupy z punktu widzenia zależności ich zmienności od rodzaju środowiska. Największą zależność wykazują poprzeczne, izolowane plamy barwne, leżące na pograniczu brzucha i ud. Stopień zmienności tej cechy u osobników pochodzących ze środowiska właściwego dla kumaka górskiego (Suwałki) jest pięciokrotnie większy niż u osobników ze środowiska właściwego dla kumaka nizinnego (Gulbiniszki). Przeciwstawną cechą, której zmienność nie wykazuje żadnej zależności od charakteru środowiska, są ciemne, łukowate plamy na grzbiecie między łopatkami. Pozostałe cechy, a więc barwa plam pokrywających brzuszną stronę ciała, stopień pokrycia nimi powierzchni brzucha, rozkład plam barwnych pokrywających brzuszną stronę uda, oraz białe plamki występujące na spodzie i bokach ciała wykazują małą, chociaż istotną zależność od charakteru środowiska. Stopień zmienności tych cech u kumaków z Suwałk jest większy niż u kumaków z Gulbiniszek średnio o jedną trzecią.

Porównując zmienność kumaka nizinnego na pojezierzu ze zmiennością tego gatunku w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków w Polsce południowej stwierdzić należy, że zachodzi tu uderzające podobieństwo, zarówno jakościowe, jak i ilościowe. Godnym podkreślenia jest fakt, że cecha nie wykazująca zmienności na pojezierzu (izolowane plamy barwne na piersiach między ramionami) nie wykazuje jej również w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków. Pewne różnice zachodzą jedynie w częstotliwości odchyleń w wykształceniu białych plamek na spodzie i bokach ciała. Mianowicie na pojezierzu odchylenia te występują blisko trzykrotnie częściej niż w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków. Ponadto skala zmienności barwy plam pokrywających brzuszną stronę ciała jest mniejsza na pojezierzu; barwa czerwona i czerwono-pomarańczowa nie występuje tu zupełnie, podczas gdy na południu Polski jest spotykana stosunkowo często. Istotne różnice między kumakami pojezierza i Polski południowej występują w ubarwieniu jąder u samców. Jądra typowo wybarwione na czarno, występują tu u 81% samców, podczas gdy w strefie nakrywania się zasięgów na południu Polski tylko u 57%.

Ostatnia wreszcie różnica dotyczy wartości wskaźnika T : L. Mianowicie kumaki pojezierza w porównaniu z kumakami Polski południowej mają goleń krótszą. Ponieważ klimat północno-wschodnich regionów Polski jest znacznie chłodniejszy od klimatu Polski południowej, można przypuszczać, że mamy tu

do czynienia ze zmiennością geograficzną podlegającą regule ALLENA. Należałoby jednak przy okazji przebadać, czy wartość tego wskaźnika zmienia się stopniowo w kierunku północ—południe i wschód—zachód.

Omówione wyżej wyniki badań nad zmiennością kumaka nizinnego w warunkach izolacji od drugiego gatunku, a przede wszystkim ujawniony związek częstotliwości niektórych odchyleń z warunkami środowiska, nasuwa pytanie, w jakim stosunku pozostaje ta zmienność do podłoża genetycznego; czy są to mutacje, faworyzowane przez dobór naturalny w jednym środowisku a eliminowane w innym, czy też są to modyfikacje bezpośrednio zależne od środowiska? Odpowiedź na to pytanie mogą dać tylko badania eksperymentalne.

Uzyskane wyniki w niniejszej pracy pozwalają natomiast definitywnie stwierdzić, że charakterystyczna zmienność kumaków, powszechnie znana ze strefy nakrywania się zasięgów obu gatunków, może powstawać niezależnie od krzyżówek międzygatunkowych. Fakt ten potwierdza trafność poglądu STUGRENA i POPOWICZA (1961) odnośnie do procesów mikroewolucyjnych, jednakże nie zaprzecza twierdzeniu, że w innych sytuacjach analogiczna zmienność ma swe przyczyny w krzyżówkach międzygatunkowych.

Podstawą utrzymania nadal poglądu, że w strefie nakrywania się zasięgów obu gatunków zachodzą krzyżówki międzygatunkowe, są znane przypadki, co prawda dotyczące głównie kumaka górskiego, gdzie niezwykle duża zmienność, i to dotycząca wszystkich cech, nie da się wytłumaczyć wyłącznie wpływem środowiska. Taką sytuację stwierdzono w Beskidzie Sądeckim (MADEJ 1964b) oraz w Beskidzie Niskim i na terenach przyległych (MADEJ 1966). Podobnie przekonywającym dowodem, przemawiającym za krzyżówkami międzygatunkowymi, są stwierdzone tam przypadki braku narastającej zmienności na dolnych krańcach zasięgu kumaka górskiego w tych regionach, gdzie nie styka się on z zasięgiem kumaka nizinnego, i występowanie jej wszędzie tam, gdzie zasięgi obu gatunków stykają się z sobą.

Dr Zdzisław MADEJ
Katowice, pl. Grunwaldzki 4 b, m. 71

LITERATURA

HERON-ROYER. 1891. Nouveaux faite d'hybridation observes chez lez Batracines anoures Mem. soc. zool. Paris, 4: 75—85.

JUSZCZYK W. 1951. Jak przechowywać skórki płazów. Wszechświat. Kraków: 312—315.

JUSZCZYK W. 1952. The preservation of natural colours in skin preparation of certation *Amphibia*. Copeia. An Arbor (1): 33—38.

KONDRACKI J. 1965. Geografia fizyczna Polski. Warszawa: 575.

LÁC J. 1961. Rozšiřěnie kuńcov (*Bombina bombina* (L) a *Bombina variegata* (L)) na Slovensku a k problematike ich vzaímneho křiženia. Biolog. prace, Edicia Sekcje Biol. lek. vied SAV, Bratislava, **59**: (3): 5—32.

MADEJ Z. 1964 a. Studies on the Fire Bellied Toad (*Bombina bombina* (LINNAEUS, 1761)) and Yellow Bellied Toad (*Bombina variegata* (LINNAEUS, 1758)) of upper Silesia and Moravian Gate. Acta zool. cracov., Kraków, **9**: 291—336.

MADEJ Z. 1964 b. Kumaki (*Bombina* OKEN, 1816) Beskidu Sądeckiego. Acta zool. cracov., Kraków, **9**: 761—774.

MADEJ Z. 1966. Kumaki (*Bombina* OKEN, 1816) Beskidu Niskiego i terenów przyległych. Acta zool. cracov., Kraków, **11**: 335—356.

MICHAŁOWSKI J. 1958. Rozmieszczenie geograficzne kumaków (*Bombina* OKEN) między Wisłą, Skawą i Rabą (województwo krakowskie). Acta zool. cracov., Kraków, **3**: 247—284.

MERTENS R. 1928. Zur Naturgeschichte der europäischen Unken *(Bombina)*. Z. Morphol. ökol. Tiere, Berlin, **11**: 613—623.

STUGREN B. 1959. Eidonomische Untersuchungen an *Bombina (Amph. Discoglossidae)* aus dem Gurghiu-Tal. (Siebenbürger). Zool. Jahrb., Jena, **86**: 383—394.

STUGREN B. i POPOWICZ N. 1961. Analiz izmienczіwosti wniesnich priznakow jerlianok Rumunii. Zool. Żurnal, Moskwa: **40**: 568—576.

TERENTIEW P. W. i CZERNOW S. A. 1949. Opredelitel peresmykajuszczichsja i ziemnowodnych. Moskwa: 340.

SUMMARY

The populations of European *Bombina*, *Bombina bombina* (LINNAEUS) and *Bombina variegata* (LINNAEUS), which occur in the zone where the ranges of these two species overlap are characterized by great and peculiar variation. This variation has been an object of many studies and in consequence different hypotheses concerning its causes have been put forward. According to one of these hypotheses, accepted by most authors, this variation is due to inter-specific crosses. This hypothesis is based on three very suggestive facts, namely, that the variation under discussion consists in an admixture of characters of the other species, that it appears in the region where the ranges of both species overlap and that both these species interbreed under laboratory conditions.

Another hypothesis, posed by STUGREN and POPOWICZ (1961), is that this variation is caused by microevolutionary processes induced by the fact that at present these species live under the same environmental conditions. These authors believe that as, according to MERTENS (1928), one species split into two derivative species owing to different environmental conditions in the Pleistocene, so now, living under the same conditions, they undergo assimilation.

In connection with the foregoing situation the question arises what this variation of *Bombina* looks like under physiographic conditions similar to those in the zone of overlapping of the ranges of both species, but completely isolated from the range of the other species, and so excluding any possibilities of hybridization. The answer to this question was the purpose of this paper. The Suwałki Lake District was chosen for study area on account of its physiographic and climatic conditions, which were considered to be well suitable for studying this problem.

In order to make an analysis of variation and to demonstrate its connection, if any, with the nature of environment, threefold material of *B. bombina* was collected: from an environment typical of the firebellied toad (Gulbiniszki — 103 specimens), from an environment which suited the requirements of the yellow-bellied toad (Suwałki — 154 specimens) and from 10 different localities representing *Bombina* of the Suwałki Lake District as a whole (146 specimens).

All essential deviations from the classical pattern of diagnostic characters of the fire-bellied toad were subjected to examination by statistical methods, material derived from different environments being treated separately. A comparison of the results obtained in this way made it possible to find the dependence of particular deviations on the nature of environment or its lack. To compare the variation of *Bombina* from the study area with that of specimens from the zone of overlapping of the ranges of both species, the whole material was also classified according to the method used for such a zone in southern Poland (Madej, 1964a). In addition, an analysis of variation in the coloration of testes in males was carried out and the biometric index T : L calculated and compared with the corresponding data from the zone of overlapping of the ranges of both species.

As will be seen from these analyses, variation known from the zone of overlapping of the ranges of both species of *Bombina* occurs also within the native range of the fire-bellied toad. Particular characters are subject to variation to a various degree. The range of the degree of variation is wide; there are characters which show no variation at all, e.g., two isolated coloured patches on the breast between arms, but there are others, in which differences are present in more than 50% of the specimens, e.g., dark arcuate patches between the scapulae on the dorsum. Other characters have intermediate positions and their values of deviations increase gradually, without great leaps.

That is not the case with the dependence of particular deviations upon environment. The characters, except for those which show no variation or undergo it to a slight degree, were divided into three groups according to the degree of dependence of their variation on the nature of environment. The greatest dependence was found in the variation of isolated transverse coloured parches on the border of the belly and the thighs. The opposite character, whose variation is independent of environment, are the dark arcuate patches between the scapulae on the dorsum. The remaining characters such as the colour of patches on the ventral side of body, the ratio of their area to the surface area of the belly, the arrangement of the coloured patches on the ventral side of the thigh, and the small white spots on the ventral side and flanks of body show a small dependence on the nature of environment.

There is striking resemblance, both qualitative and quantitative, between the variation of the fire-bellied toad from the Lake District and the variation of this species in the zone of overlapping of the ranges of both species. It should be emphasized that the character which shows no variation in the Lake District (coloured patches on the breast between arms) does not show it in the zone of

overlapping ranges, either. There are significant differences in the coloration of testes of males between *Bombina* from the Lake District and the specimens from the zone of overlapping ranges in southern Poland. Typical testes coloured black occur in 81% of the males from the north against only 57% in southern Poland. A clear-cut difference was found in the values of the index T : L; the shin is shorter in the specimens from the Lake District than in those in the south of Poland. As the climate on the north is much colder than in the southern regions of Poland, this difference is supposed to represent the Allen rule.

In the author's opinion, the results obtained allow the decisive statement that the characteristic variation known from the zone of overlapping of the ranges of *Bombina* species can arise independently of interspecific crosses, provided there are suitable environmental conditions. This fact corroborates the view of Stugren and Popowicz on microevolutionary processes, but it does not deny the hypothesis that in other conditions analogical variation results from interspecific crosses.

Fig. (= ryc. 1). Localities of *Bombina* and relief of the region. 1 — Locality of *Bombina bombina* (L.), 2 — town or village, 3 — lake, 4 — river, 5 — altitude: 200—240 m a. s. l., 6 — altitude: 240—280 m a. s. l., 7 — altitude: 280—320 m a. s. l.

Fig. 2. Dependence of variation of particular characters on environment a — Gulbiniszki, b — Suwałki, c — all the other localities.

Fig. 3. The distribution of the values of deviations in specimens from different environments. A — Gulbiniszki, B — Suwałki, C — all the other localities, xi — value of deviation in points, N — number of specimens, M — arithmetic mean from the values of deviations.

Fig. 4. Distribution curve of the index T: L calculated by the formula $\frac{T \times 100}{L}$; a — *Bombina bombina* from southern Poland, b — *Bombina bombina* from north-eastern Poland (Suwałki Lake District), N — number, M — arithmetic mean from the values of the index, 0 — standard deviation from the mean.

Table XXIII. Skins of *Bombina bombina* (L.)

1 — Typical form without any essential deviations.

2 — Atypical form: coloured patches occupy more than 50% of the surface area of the belly; fusion of patches on the border of the belly and thighs with those on the belly; lack of one dark arcuate patch between the scapulae on the dorsum.

3 — Atypical form: fusion of coloured patches on the border of the belly and thighs with those on the belly and on the thighs; white spots not numerous and only on the flanks.

4 — Unilateral fusion of patches on the border of the belly and thighs with those on the thigh; no white spots on the flanks and on the ventral side of body; coloured patches on the ventral side of the thighs join into larger areas.

РЕЗЮМЕ

Популяции европейских жерлянок *Bombina bombina* (Linnaeus) и *Bombina variegata* (Linnaeus), которые выступают в зоне накрывающихся пределов распространения обеих видов, характеризуются большой и особенной изменчивостью. Эта

изменчивость была предметом многих исследований, в результате которых выдвигались гипотезы относительно её причин. Одна из гипотез, принята большинством исследователей, трактует эту изменчивость, как результат междувидовых скрещиваний. Эта гипотеза базируется на трёх очень убедительных фактах, а именно: эта изменчивость заключается в примеси признаков второго вида; она выступает в зоне накрывающихся пределов распространения обеих видов; оба вида при содержании в искусственных условиях — скрещиваются между собой.

Вторая гипотеза выдвинутая Стугреном и Поповичем (1961), принимает, что изменчивость эта является результатом микроэволюционных процессов, возникающих из пребывания обеих видов в одинаковых условиях среды. Эти исследователи считают, что на подобии того, как в плейстоцене, согласно воззрению Мертенса (1928), возникла дифференциация одного вида на два производных вида под влиянием пребывания в различных условиях среды, так и в настоящее время происходит их уподобление вследствии жизни в одинаковых условиях среды.

На фоне представленных выше данных, надвигается вопрос, как представляется изменчивость жерлянок в физиографических условиях подобных условиям зоны накладывающихся пределов распространения обеих видов в одновременно полностью изолированных от предела распространения второго вида, то есть с исключением возможности гибридизации. Найти ответ на этот вопрос было основной целью этой работы. За район исследований избрано Сувальское Приозёрье учитывая его физиографические и климатические особенности, которые признано, как полезные для решения проблемы.

Для того, чтобы проанализировать изменчивость и ухватить возможную её связь с характером среды обитания, собрано троякий материал: из среды типичной для краснобрюхой жерлянки (Гульбинишки — 103 особи), из среды обитания желтобрюхой жерлянки (Сувалки — 154 особи), а также из десяти различных мест обитания жерлянок в Сувальском Приозёрьи (146 особей).

Проанализировано, с помощью статистических методов, все существенные отклонения от класического вида диагностических свойств краснобрюхой жерлянки, причём материал происходящий из разных сред обитания рассматривался отдельно. Сравнение полученных результатов позволило ухватить зависимость или отсутствие зависимости отдельных отклонений от характера среды обитания. Для сравнения изменчивости жерлянок исследуемой области с изменчивостью жерлянок в зоне накрывающихся пределов распространения обеих видов, весь материал классифицировано по применённому методу в такой зоне южной Польши (Мадей 1964а). Кроме этого проанализировано изменчивость окраски яичек у самцов; подсчитано биометрический указатель T : L и сделано сравнение с аналогическими данными зоны накрывающихся пределов распространения обеих видов.

Из проведенных исследований следует, что изменчивость известная из зоны накрывающихся пределов распространения обеих видов жерлянок, имеет место также в подлинном ареале краснобрюхой жерлянки. Отдельные признаки подвергаются этой изменчивости в различной степени. Диапазон степени изменчивости очень большой. Некоторые же признаки не подвергаются совсем изменчивости, так нпр. два изолированных цветных пятна, расположенных на груди между

плечами. Есть и такие признаки, которые дают отклонения у более чем 50% особей, как нпр. тёмные дугообразные пятна, расположенные на спине между лопатками. Другие занимают промежуточные места, причем значение отклонений постепенно возрастает без значительно больших прыжков.

Иначе представляется зависимость отдельных отклонений от среды обитания. Минуя признаки, которые вообще не подлежат изменчивости или подлежат ей в незначительной степени, остальные можно разделить на три группы, с точки зрения зависимости их изменчивости от харакрета среды обитания. Найбольшую зависимость проявляют поперечные, изолированные, цветные пятна, лежащие на границе живота и бедра. Противоположным признаком, изменчивость которого не проявляет никакой зависимости от среды обитания, являются тёмные дугообразные пятна на спине, между лопатками. Остальные признаки, такие как цвет пятен, покрывающих вентральную часть тела, степень покрытия ими поверхности живота, размещение цветных пятен, покрывающих вентральную часть бедра, а также белые пятнышка, выступающие снизу и по бокам тела, проявляют незначительную зависимость от характера среды обитания.

Между изменчивостью краснобрюхой жерлянки на Приозёрьи и изменчивостью этого вида в зоне накрывающихся пределов распространения обеих видов, заходит поразительное сходство как качественное так и количественное. Следует подчеркнуть, что признак не проявляющий изменчивости на Приозёрьи (цветные пятна на грудях между плечами) не проявляет её также в зоне накрывающихся пределов распространения. Существенные количественные разницы между жерляками Приозёрья и зоны накрывающихся пределов распространения в южной Польше, проявляются в окраске яичек у самцов. Яичка разукрашенные типично в чёрный цвет выступают здесь у 81% самцов, тогда как на юге Польши только у 57%. Отчётливая разница проявляется в значении указателя T:L, а именно: жерлянки Приозёрья, в сравнении с жерлянками южной Польши, имеют короче голень. Так как климат Приозёрья значительно холоднее климата жюной Польши, автор предполагает, что имеем здесь дело с правилом Аллена.

Полученные результаты, по мнению автора, позволяют окончательно констатировать, что характерная изменчивость, известная из зоны накрывающихся пределов распространения жерлянок, может возникнуть независимо от междувидовых скрещиваний, при наличии соответствующих условий среды. Этот факт подтверждает правильность взгляда Б. Стугрена и Н. Поповича относительно микроэволюционных процессов, однако не противоречит утверждениаю, что в иных обстановках аналогическая изменчивость имеет свои причины в междувидовых скрещиваниях.

Фиг. 1. Места обитания жерлянок и рельеф местности: 1—места обитания *Bombina bombina* (L.), 2 — местность, 3 — озеро, 4 — река, 5 — высота 200—240 м. над ур. моря, высота 240—280 м. над ур. моря, 7 — высота 280—320 м. над ур. моря.

Фиг. 2. Зависимость изменчивости отдельных признаков от среды обитания а — Гульбинишки, в — Сувалки, с — остальные места обитания вместе

Фиг. 3. Разложение значений отклонений у особей из различных сред обитания А — Гульбинишки, В — Сувалки, С — остальные места обитания вместе, хи — значение отклонения в пунктах, И — численность исследованных особей М — среднее аритметическое значение отклонений.

Фиг. 4. Выравненная кривая разложения показателя Т: , подсчитанного по формуле $\frac{T \times 100}{L}$;

а — *Bombina bombina* из районов южной Полши, в—*Bombina bombina* (L.) из северо-восточной Польши (Сувальское приозёрье), И — численность, М — среднее арифметическое значение показателя о стандартном отклонении от средней.

Таблица XXIII. Шкурки жерлянок — *Bombina bombina* (L.)

1 — Типичная форма без существенных отклонений.

2 — Нетипичная форма: Цветные пятна занимают больше 50% поверхности живота. Пятна на границе живота и бёдер сливаются с пятнами живота. На спине между ломатками отсутствие одного тёмного, дугообразного пятна.

3 — Нетипичная форма: цветные пятна на границе живота и бёдер сливаются с пятнами живота и бёдер. Белые пятна немногочисленные и выступают лишь по бокам тела.

4 — Пятна на границе живота и бёдер сливаются односторонне с пятнами бёдер. Снизу и по бокам тела полноє отсутствие белых пятен. Цветные пятна вентральной части бедра сливаются в большие поля.

TABLICE

Tablica XXIII

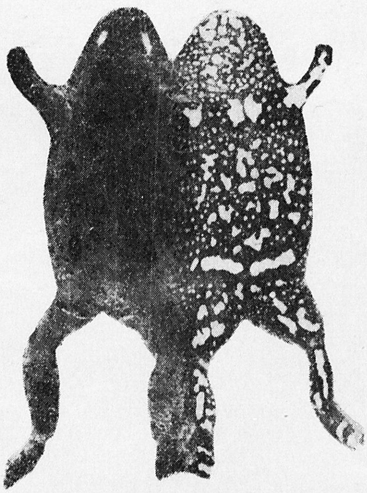
Skórki kumaków — *Bombina bombina* (L.)

1. — Forma typowa, bez istotnych odchyleń.

2. — Forma nietypowa: Barwne plamy zajmują ponad 50% powierzchni brzucha. Plamy na pograniczu brzucha i ud zlewają się z plamami brzucha. Na grzbiecie między łopatkami brak jednej ciemnej łukowatej plamy.

3. — Forma nietypowa: Plamy barwne na pograniczu brzucha i ud zlewają się z plamami brzucha i z plamami uda. Białe plamki występują nielicznie i tylko na bokach ciała.

4. — Plamy na pograniczu brzucha i ud zlewają się z plamami uda jednostronnie. Na spodzie i bokach ciała zupełny brak białych plamek. Plamy barwne brzusznej strony uda zlewają się w większe pola.



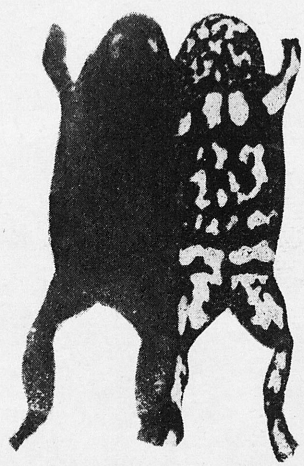
1



2



3



4

Z. Madej

Redaktor zeszytu: doc. dr M. Młynarski

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE — ODDZIAŁ W KRAKOWIE — 1967

Nakład 700+90 egz. — Ark. wyd. 1,5 — Ark. druk. 1 8/16 — Papier druk. sat. kl. III, 80 g, 70×100
Zam. 299/67 Cena zł 10,—

DRUKARNIA UNIWERSYTETU JAGIELLOŃSKIEGO W KRAKOWIE